

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Patrik Pejsar

Sezónní a dlouhodobá dynamika planktonu v malých vodách

**Seasonal and long-term dynamic of plankton communities
of small water-bodies**

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Martin Černý, Ph.D.

Praha, 2015

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne 14. srpna 2015

Patrik Pejsar

Poděkování:

Na počátku této bakalářské práce bych chtěl velmi poděkovat svému školiteli RNDr. Martinu Černému, Ph.D. za přínosné a vstřícné vedení mé práce. Nemenší dík patří také mé rodině, za to že mě podporovala nejen v psaní této práce, ale i v průběhu všech let mých studií. A na závěr bych chtěl připojit poděkování svým přátelům, spolužákům a zvláště spolubydlícím, se kterými jsem mohl sdílet radosti i strasti studia na vysoké škole.

Abstrakt

Zooplanktonní organizmy obývající tůně utváří metaspolečenstva a metapopulace. Lokality jsou propojeny disperzí, která je zásadní složkou kolonizačně-extinkčních dynamik. Lokality se liší environmentálními podmínkami, typem společenstva a biotickými interakcemi, které zde probíhají. Rozdíl v takových parametrech může být mezi prostorově oddělenými tůňemi nebo v jedné tůni díky změnám v čase. Vzhledem k proměnám prostředí v tůních probíhají dynamické změny společenstva na lokalitě a skrze míru migrace a její efektivitu i v regionu. Změny mohou nastat kvůli sezónním pochodům, aktuálním disturbancím, dlouhodobým změnám environmentálních podmínek nebo biotickým faktorům jako je predace, kompetice a vliv parazitů. V dlouhodobém měřítku je možné rozdělit lokality na stabilnější a efemerní. V prostředí tůní mohou být překvapivě efemerní stanoviště hnací silou metaspolečenstevových a metapopulačních procesů podle teorie „inverzní pevnina-ostrov.“ Zásadní vliv na dynamiku zooplanktonu v malých vodních tělesech má globální změna klimatu. Změny teplot a dešťových srážek přímo ovlivňují hydrologii tůní a skrze ni i životní procesy planktonních živočichů. V závislosti na regionálním průběhu klimatických změn a na podobě těchto vodních ploch i metaspolečenstev, která je obývají, se mění regionální metaspolečenstevové a metapopulační dynamiky.

Klíčová slova: zooplankton, vývoj společenstva, experimentální tůně, disturbance, metaspolečenstvo, metapopulace, změna klimatu

Abstract

Zooplankton pool-inhabiting organisms form metacommunities and metapopulations. Locations are connected through dispersion which is an essential part of colonization-extinction dynamic. Locations vary with the environmental conditions, the specifics of the community and the biotic interactions taking place there. Differences in these parameters may occur between spatially separated pools or in one pool throughout time. These changes are caused by seasonal dynamics, disturbances, long-term development of environmental conditions or biotic factors such as predation, competition and parasite influence. On a long-term scale the locations are classified into rather stable and ephemeral. In pool environment the ephemeral locations may unexpectedly be the driving force of metacommunity and metapopulation processes according to the “inverse mainland-island” theory. Global climate change has an essential influence on zooplankton dynamic in smaller water-bodies. Hydrology of pools and through it also life dynamics of plankton organisms is directly influenced by temperature changes and precipitation. Regional metacommunity and metapopulation dynamics are changing in dependency on regional course of climate change and the specifics of these water-bodies and the communities living there.

Keywords: zooplankton, community development, experimental pools, disturbance, metacommunity, metapopulation, climate change

Obsah

1	Úvod.....	7
1.1	Význam malých vod jako domovského habitatu zooplanktonu	7
1.2	Význam dlouhodobých studií zooplanktonu	8
2	Hlavní faktory ovlivňující společenstva malých vodních těles	9
2.1	Dělení faktorů.....	9
2.2	Stabilita podmínek jako faktor	9
2.3	Velikost tůň jako faktor	10
2.4	Poloha tůň jako faktor.....	11
3	Dlouhodobá dynamika v metapopulacích a metaspolečenstvech.....	12
3.1	Metaspolečenstva a metapopulace v tůních.....	12
3.2	Migrace, disperze a kolonizace	13
3.3	Extinkce.....	14
3.4	Teorie popisující fungování metapopulací a metaspolečenstev v malých vodách	15
3.4.1	Teorie pevnina-ostrov a teorie inverzní pevnina-ostrov v prostředí tůní	15
3.4.2	Třídění-druhů (ang. Species-sorting).....	18
3.4.3	Efekt davu (ang. Mass-effect)	19
3.5	Sezónní dynamika společenstev zooplanktonu	19
4	Vliv globálních změn klimatu na společenstva malých vod	21
4.1	Obecné trendy klimatických změn	21
4.2	Vliv klimatických změn na malé vodní plochy	21
4.3	Dopady změn klimatu na jejich společenstva.....	22
5	Závěr.....	24
6	Literární zdroje	25

1 Úvod

1.1 Význam malých vod jako domovského habitatu zooplanktonu

Malé vodní plochy jsou významné z řady hledisek. Z pohledu ekologického a evolučního výzkumu jsou výborným prostředím pro některé typy experimentů a pozorování díky svým mnohým výhodným charakteristikám. Předně je snazší popis takovýchto dobře ohraničených společenstev než společenstev více prostupných, kde je problém jasně jednotlivá od sebe oddělit a tak s nimi dále pracovat (Srivastava et al. 2004; De Meester et al. 2005). Již samotná jejich malá velikost může být velkou výhodou. Zejména z praktických důvodů, jelikož je jednodušší ovlivnit požadovaná kritéria, například bohatost druhů v tůních nebo jejich prostorové rozložení, což u větších vodních ploch nemusí být vůbec realizovatelné (Blaustein & Schwartz 2001; Ranta 1982; Srivastava et al. 2004). K zjednodušení pracovních podmínek může sloužit i poměrně časté nahloučení takových vodních těles na omezené ploše (Wilcox 2001; Brendonc et al. 2010; Pajunen & Pajunen 2007; Weider et al. 2010). Tato vlastnost navíc umožňuje studium na úrovni metaspolečenstevových a metapopulačních procesů, jelikož takový způsob fungování vnitrodruhových a mezidruhových interakcí je závislý na patchovitém charakteru habitatu (Hanski & Gilpin 1991). V tůních nacházíme také méně komplexní potravní řetězce, které jsou přístupnější k experimentům a výzkumu než ty z rozsáhlejších typů vod (Strong 1992; Jocque et al. 2010).

Nezanedbatelným pozitivem práce na menších vodních habitatech je poměrně snadná možnost jejich napodobení a to jak zcela umělými nádržemi, tak nově vytvořenými polopřirozenými (Wilbur 1989; Wilbur 1997). Práce prováděné v přírodních nebo naopak umělých tůních se musí vypořádat se zásadním omezením a dilematem. Přírodní nádrže mohou lépe poskytnout odpověď na otázku, zda sledované děje probíhají v přirozeném prostředí a jak významnou roli zde hrají. Oproti tomu umělé vodní nádrže ze své podstaty spíše umožňují dojít k závěru, zda daný zkoumaný efekt vůbec může nastat. Vyhnout se tomuto kompromisu je možné využitím práce v prostředí přirozených mikrokosmů (např. skalních tůní), které sdružují výhodné vlastnosti obou výše zmíněných přístupů (Srivastava et al. 2004).

Malé vodní habitaty mají význam i z pohledu snahy o ochranu životního prostředí a zachování biodiverzity. Přestože lokální diverzita zooplanktonních druhů stoupá s velikostí vodního tělesa, je velmi pravděpodobné, že k celkové diverzitě přispívají tůně a další drobné vodní plochy více. A to zejména díky své celkově velké abundanci v krajině (De Bie et al.

2008). Z pohledu přežití zooplanktonních druhů na lokalitě může být výhodné chránit pouze pár velkých a stabilních lokalit. V případě že je však cílem udržet v chodu komplexnější metapopulační strukturu a procesy, není možné opomenout malé a méně trvalé prvky systému vodních habitatů v regionech (Altermatt & Ebert 2010).

1.2 Význam dlouhodobých studií zooplanktonu

Některé procesy v přírodě a jejich vliv na populace zooplanktonních organismů není možné popsat při krátkodobém pozorování. Jde předně o děje, které mají souvislost s víceletými cykly, změnami probíhajícími v průběhu několika let, komplexnějšími biotickými a abiotickými interakcemi, zotavováním se vodních habitatů z přírodních i antropogenních disturbancí (Jackson & Füreder 2006), ale také evoluční procesy (Buschke et al. 2013). Celkově studium dynamických systémů je vhodné provádět na datech z dlouhodobého měření (Pajunen & Pajunen 2003).

Důležitým příspěvkem dlouhodobých studií metapopulací v tůních může být také větší porozumění vlivu environmentálních a klimatických změn. Weider et al. (2010) uvádí, že jeho studie jasně ukazuje právě význam metapopulací skalních tůní jako modelu pro dlouhodobé sledování environmentálních změn. Globální klimatické změny mají vliv na lokální klimatické jevy, jako jsou průměrné letní teploty a četnost precipitace. A ty zase významným způsobem ovlivňují místní dynamiku metapopulací a metaspolečenstev. Například může docházet ke zvýšení četnosti kolonizací, díky větší pravděpodobnosti odkrytí disperzních stádií planktonních organismů pro přenos větrem ve vysychajících tůních (Altermatt et al. 2008). Dlouhodobé studie také mohou mít podstatnou úlohu při porozumění antropogenním vlivům na sladkovodní ekosystémy a zmírnění dopadu případných problémů z tohoto plynoucích (Jackson & Füreder 2006).

Na druhou stranu jsou dlouhodobé studie poměrně vzácné, protože se při nich musí výzkumníci vypořádat s řadou logistických a praktických problémů (Vanschoenwinkel et al. 2009). Hlavní komplikace, se kterými se musí výzkumné týmy pracující na dlouhodobých datech vyrovnat, jsou problémy se začleněním starších dat, chybějící údaje z některých let, obvykle omezená délka profesního působení, personální změny i změny výzkumného zaměření (Jackson & Füreder 2006).

V odborné literatuře navíc v současnosti chybí komplexní shrnutí informací o dlouhodobých procesech v zooplanktonních společenstvech tůní a podobných malých

vodních těles. Tato práce si tedy klade za cíl alespoň částečně přispět k utřídění současných znalostí a předpokladů. To by mohlo být zúročeno i v navazující diplomové práci, které by se měla zabývat společenstvy zooplanktonu v setu experimentálních tůní.

2 Hlavní faktory ovlivňující společenstva malých vodních těles

2.1 Dělení faktorů

Faktory, které mají vliv na společenstva obývajících drobné vodní plochy, můžeme rozdělit na dva základní typy a to na faktory abiotické a biotické. Přičemž biotické faktory, jako konkurence, kompetice, predace a dostupnost zdrojů potravy jsou výrazně ovlivněny základními abiotickými parametry habitatů (Leibold et al. 2004).

Samotné abiotické podmínky můžeme dále dělit na okamžité vlastnosti vodního prostředí v tůních a na charakteristiky, které určují hodnoty těchto parametrů, jako je například velikost nádrže, její členitost nebo poloha. Trvalé charakteristiky habitatu neurčují pouze průměrné hodnoty vlastností vodního prostředí zde, ale také vymezují proměnlivost jednotlivých parametrů. Přičemž fluktuace hodnot faktorů může mít ještě významnější vliv, na obyvatelnost habitatu pro konkrétní druhy, než jejich průměrné hodnoty (Pajunen & Pajunen 2007; Vanschoenwinkel et al. 2007).

Důležité je též dělení faktorů podle jejich prostorového významu na lokální a regionální. Regionální faktory určují, které druhy a jakou mírou mohou proniknout do konkrétních vodních těles. Mezi tyto faktory můžeme zahrnout všechny podmínky, které ovlivňují disperzi a výměnu druhů mezi společenstvy (Jocque et al. 2007). Avšak vliv regionálních faktorů na strukturu jednotlivých společenstev bezobratlých se zdá být výrazně nižší než vliv faktorů lokálních (Vanschoenwinkel et al. 2007).

2.2 Stabilita podmínek jako faktor

Zřejmě nejzásadnějším faktorem, který determinuje společenstva bezobratlých v malých vodách je stabilita habitatu a délka hydroperiody (Jocque et al. 2007). Ta u vodních organismů souvisí s frekvencí vysychání a dostupností vody. Ekologický význam dopadu vysychání na vodní živočichy dokládá i četnost tvorby dormantních stádií u vodních živočichů (Altermatt et al. 2009). Je zřejmé, že stabilita habitatu je určena jeho dalšími vlastnostmi.

Podstatný vliv má objem tůně a plocha její hladiny, což jsou charakteristiky, které přímo souvisí s pravděpodobností vyschnutí a proměnlivostí jiných faktorů, jako je například pH a teplota, ale také okolní vegetace, která může stabilizovat vliv rychlých změn (Pajunen & Pajunen 2007; Ranta 1982; Therriault & Kolasa 1999).

Náhlá změna prostředí může snadno vést k extinkci místní populace planktonních organismů. Ta pak musí být obnovena z banky dormantních stádií uložené v sedimentu nebo znovu založena migrací z jiných lokalit (Altermatt et al. 2008). Pro přežití dalšího vyschnutí musí pak populace vytvořit novou zásobu dormantních stádií, čehož často nemusí být schopna nově obnovená populace. Například hrotnatky r. *Daphnia* jsou schopny produkce nových efiipií pouze pokud je délka hydroperiody delší než 20 až 30 dní. Tento čas může být ještě delší, pokud panuje chladné počasí (Altermatt et al. 2009).

Proměnlivost podmínek v habitatu však nemusí mít na zooplanktonní organizmy pouze negativní efekt. Je zajímavé, že populace obývající tůně náchylnější k vyschnutí produkují více parazity neinfikovaných efiipií, než ty z tůní stálejších. Tak může vést obývání nestabilnějšího prostředí k úniku nebo alespoň omezení vlivu parazitů (Altermatt et al. 2009). Na druhou stranu starší populace, které obývají stabilnější tůně, mají větší šanci na opakované imigrace, které zvyšují genetickou diverzitu lokální populace. A taková populace by mohla být odolnější vůči vlivu parazitů (Pajunen & Pajunen 2007). Další jev, který může příznivě působit na společenstva planktonu v méně stabilních tůních, je omezení vlivu predace zde. Podle práce Schneidera & Frosta (1996) jsou druhy predátorů ve stálých vodách rozmanitější a navíc zastoupeny ve větším množství.

2.3 Velikost tůně jako faktor

Velikost je jednou z vlastností vodního tělesa, která rozhoduje o jeho celkovém charakteru a zásadně limituje typ společenstva, který může hostit. Stálost tůně je silně korelována s jejím objemem, ale to není jediný morfometrický faktor, který danou lokalitu vystihuje. I tůně s podobným objemem se mohou výrazně lišit v délce hydroperiody a to v závislosti na ploše hladiny a velikosti svého povodí (Altermatt et al. 2009). Velikost tůně také výrazně ovlivňuje biotické interakce, které v ní probíhají. Mělčí tůně mohou nabízet zooplanktonním organizmům ochranu před některými druhy hmyzích predátorů, protože ti nemusí být schopni dokončit zde včas svůj životní cyklus. Tím zde ovšem mohou nabýt na

významu kompetiční interakce a zvýhodněny budou především ty druhy, které nejsou k predaci příliš odolné (Vanschoenwinkel et al. 2010).

S velikostí tůň se často zvětšuje variabilita podmínek, které bezobratlým živočichům nabízí. Což je mimo jiné způsobeno širší paletou mikrohabitátů, které se s rostoucími rozměry nádrže mohou vytvořit a diferencovat (Kiflawi et al. 2003; March & Bass 1995; podle Vanschoenwinkel et al. 2009). Mikrohabitáty hrají podstatnou roli zejména pro oddělení nik kompetitorů. A mohou tak umožnit přežití většího počtu druhů v jedné tůni (Kiflawi et al. 2003). Je však potřeba podotknout, že celkové množství a diverzita mikrohabitátů v tůních jsou, v porovnání s jinými typy vodních habitatů, značně omezeny jejich charakteristicky limitovanou velikostí (Ranta 1982). V případě systému tůní, kde probíhají metaspolečenstevové procesy, tedy hraje mnohem důležitější úlohu odlišnost různých lokalit na základě jejich enviromentálních vlastností a následné zvýhodnění různých druhů v nich (Pajunen & Pajunen 2007).

2.4 Poloha tůň jako faktor

Pro tůň je typické, že se vyskytují na lokalitě ve větším počtu a mohou být velmi různorodé (Blaustein & Schwartz 2001; Ranta 1982). Proto většina společenstev v nich žijících není izolována, ale podléhá metapopulačním dynamikám. Z toho úhlu pohledu je důležitá vzájemná poloha tůní vůči sobě, protože ovlivňuje jeden z hlavních aspektů fungování metapopulací totiž migraci. Většina kolonizačních událostí probíhá na malou vzdálenost (Pajunen & Pajunen 2003), proto můžeme předpokládat, že bližší tůně se budou navzájem více ovlivňovat a bude u nich pravděpodobně docházet k homogenizaci společenstev (Vanschoenwinkel et al. 2007). Izolovanost tůň je v úzké vazbě s rychlostí disperze pasivně přenášených organismů v dané síti tůní. Dokonce je možné v některých případech míru izolace použít jako zástupnou veličinu namísto výše zmíněného způsobu šíření (Vanschoenwinkel et al. 2008a).

Vliv na charakter dané vodní plochy má také její poloha v okolním terestrickém habitatu. Například vzdálenost skalních tůní od exponované části útesu měla ve studii Buschkeho et al. (2013) signifikantní vliv na zastoupení vodního habitatu uvnitř nádrže. Výše zmíněné tůně byly více vystaveny zejména působení větru, který ovlivňoval odnos materiálu. Ve studii pak byla patrná negativní závislost mezi vzdáleností od hrany exponovaného útesu a zastoupením vodního habitatu v nádrži. Pajunen & Pajunen (2007) popsali vztah mezi

polohou tůní a hladinou moře, zde méně otevřené a výše položené tůně byly pod menším vlivem brakické vody. Gradient v salinitě umožňuje rozrůznění lokalit a nabízí tak prostor pro odlišné typy společenstev. Therriault & Kolasa (1999) pozorovali nárůst celkové abundance a biomasy s nárůstem salinity. Což je podle nich možné vysvětlit tím, že několik druhů je schopných prosperovat v takovém prostředí. Také by to mohlo dokládat posun typu společenstva ze sladkovodního na společenstvo spíše marinního typu.

3 Dlouhodobá dynamika v metapopulacích a metaspolečenstvech

3.1 Metaspolečenstva a metapopulace v tůních

Jelikož jsou malá vodní tělesa náchylná k disturbancím, fungují společenstva zooplanktonních organismů v nich na bázi metapopulací a metaspolečenstev, proto dlouhodobé studie přistupují k výzkumu právě z této pozice (Altermatt et al. 2009; Pajunen & Pajunen 2003; Vanschoenwinkel et al. 2010). Metapopulace a metaspolečenstva můžeme definovat jako soubor lokálních populací propojených skrze migraci (Hanski 1998).

Klíčovými jevy ve fungování metapopulací a metaspolečenstev jsou migrace, extinkce a kolonizace. Podle Cottenieho & De Meestera (2004) fungují environmentální podmínky jako filtr a šíření jako pohon při fungování metaspolečenstev. Zásadní je rozdílné chování jednotlivých lokalit, které mohou poskytnout velmi odlišné prostředí pro společenstva a to na základě environmentálních rozdílů nebo díky stochastickým procesům (Vanschoenwinkel et al. 2010). Konkrétní lokality pak mohou hostit různorodé taxony a vytvářet prostor pro ustanovení zásadně odlišných společenstev. Malé vodní plochy tedy mohou přispívat výrazným způsobem k celkové regionální diverzitě (De Bie et al. 2008) a to zejména díky své vysoké betadiverzitě (Williams et al. 2004). Fungování společenstev ve formě metaspolečenstva umožňuje přežívání i druhů, které nejsou tak zdatnými kompetitory (Ranta 1982), druhů náchylných k predaci (Schneider & Frost 1996) a druhů se specifickými nároky na environmentální prostředí, kde se mohou jejich populace úspěšně množit (Urban 2004). To je možné díky patchovitosti malých vod a díky oddělením nik v prostoru i čase (Vanschoenwinkel et al. 2010).

3.2 Migrace, disperze a kolonizace

Důležitým parametrem dějů v metaspolečenstvech je způsob migrace a její efektivita. Pouze druhy s dobrou schopností šíření jsou schopny obývat prostředí, které se vyskytuje v podobě oddělených lokalit (Ranta 1982). Bezobratlé obyvatele malých vodních habitatů můžeme podle způsobu disperze rozdělit na aktivně a pasivně se šířící organizmy (Wiggins et al. 1980, Vanschoenwinkel et al. 2013). Mezi pasivně se šířící organizmy patří většina planktonních druhů. Tyto taxony jsou zpravidla přenášeny větrem (Maguire 1963), vodou (Van de Meutter et al. 2006) nebo prostřednictvím zvířat a obvykle ve formě dormantních propagulí. Aktivně se šířící obyvatelé těchto akvatických habitatů jsou převážně dospělci hmyzu (Bilton et al. 2001; Jocque et al. 2010).

Disperze je zdrojem nových jedinců v případě extinkce populace na stanovišti nebo může udržovat funkční populaci přes nepříznivé lokální podmínky, pokud je migrace intenzivnější než míra vymírání v konkrétní tůni. Lokální diverzita často narušovaných stanovišť je tak silně závislá na vysokých rychlostech disperze (Leibold et al. 2004; Vanschoenwinkel et al. 2013). Zajímavé je zjištění ze studie Altermatt & Ebert (2010), že poměrně často narušované a středně velké tůně mohou být zároveň i zásadním typem habitatu ve smyslu produkce významné části disperzní propagulí a navíc jsou dané propagule i s větší pravděpodobností vystaveny podmínkám vhodným k samotné disperzi. Na základě těchto zjištění vytvořili svůj metapopulační model, který nazvali „inverzní pevnina-ostrov metapopulace“ (ang. „inverse mainland-island metapopulation“), který blíže představím v samostatné kapitole (Obr. 1.). Pravděpodobnost úspěšné kolonizace je snížena, pokud je nově kolonizovaná lokalita vystavena příliš brzy nepříznivým vlivům, jelikož čerstvě vytvořená planktonní populace ještě nestihla vytvořit dormantní stádia. Což vede k velké pravděpodobnosti extinkce brzy po osídlení. S délkou života populace na jedné lokalitě tak dochází k snížení pravděpodobnosti její extinkce (Pajunen 1986). Tyto zpravidla větší lokality tedy můžeme považovat za dobré rezervoáry, ale zřejmě jsou jen omezeným zdrojovým prostředím migrantů.

Přečkávání nepříznivých podmínek v podobě dormantních stádií je možné považovat za šíření v čase (Mergeay et al. 2007). Dormantní stádia zooplanktonu se usazují na dně nádrží do tzv. banky dormantní stádií. V případě že nejsou skrze vektory přeneseny do jiného prostředí, mohou zde fungovat jako rezerva pro obnovení populace po disturbanci (Weider et al. 2010). Pravděpodobnost zachování vrstvy sedimentu obsahující zásobu těchto dormantních stádií je hodně závislá na charakteru dané lokality. Například většina skalních tůní obsahuje pouze

malou vrstvu sedimentu a v takovém případě má omezenou kapacitu (Altermatt & Ebert 2008). Menší lokality jsou častěji vystaveny vyschnutí a tak může být většina dormantních propagulí odnesena větrem (Altermatt & Ebert 2010). Pravděpodobnost odnosu sedimentu může být navýšena zvláště v případě jeho narušení (Graham & Wirth 2008) nebo v souvislosti s polohou tůně, pokud je blíže moři a tedy i exponovanější bouřím a vlnám (Pajunen 1986). Ke ztrátám nemusí nutně vést pouze přímé odnesení propagulí z tůní, dalším problémem pro populace zooplanktonních organizmů ustanovovaných z dormantních stádií může představovat příliš rychlé změny v jejich prostředí. Kdy se vzhledem k zaplavení vylíhne nová populace, ale následkem rychlého opětovného vyschnutí dojde k jejímu vymření (Graham & Wirth 2008). V případě větších a hlubších tůní však můžeme očekávat i dlouhodobé uložení dormantních stádií (Pajunen 1986).

Výsledek migrace je silně propojen i se stavem cílových tůní. Jelikož podoba nově osídlené lokality rozhoduje o případném ustanovení nové populace. Zde hrají důležitou roli environmentální faktory, zvláště v případě, že se jedná o volný habitat (Vanschoenwinkel et al. 2010). Nebo biotické interakce v podobě kompetice, zamoření parazity, predace, dostupnosti potravy (Cottenie & De Meester 2004; Vanschoenwinkel et al. 2010). K usnadnění založení nových populací vedou zejména případné disturbance. Ty mohou zvrátit lokální dominanci některého druhu a vzhledem k jeho snížené abundanci umožnit kolonizaci druhu dalšími (Pajunen & Pajunen 2003). Vliv vysychání tůní na migraci má pak dvojí podobu a to navýšení rychlosti míry migrace a zároveň zvyšuje pravděpodobnost úspěšného osídlení. To je jedním z důvodů proč globální změna klimatu potenciálně zvyšuje dynamiku metaspolečenstev (Altermatt et al. 2008).

3.3 Extinkce

Extinkce je dalším zásadním jevem ve fungování metaspolečenstev a metapopulací. V metaspolečenstvech může docházet k extinkcím lokálním nebo regionálním. Lokální extinkce, tedy vymizení populace druhu z určitého stanoviště, je pro metaspolečenstva typická a dokonce umožňuje regionální navýšení diverzity. K regionální extinkci dochází v případě vymizení druhu z dané oblasti. Díky lokálním extinkcím může docházet k rozdělení nik nejen v prostoru, ale i v čase. Jelikož tůně pak mohou hostit různé typy společenstev v průběhu sezóny. Vzhledem k metaspolečenstevovému fungování celku a díky dormantním stádiím však nemusí dojít k extinkci regionální (Cadotte 2007; Vanschoenwinkel et al. 2010).

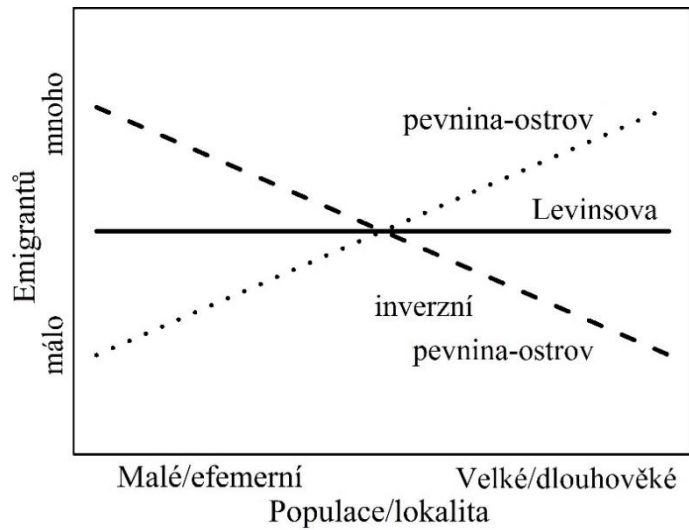
Při dlouhodobém sledování je možné jednotlivé lokality rozdělit na ty, které hostí populace zooplanktonu dlouhodobě a na ty, které jsou méně stabilní a dochází v nich k lokálním extinkcím pravidelně (Pajunen 1982; Therriault & Kolasa 1999). Pajunen & Pajunen (2003) popsali, že ve 47% z tůní, které sledovali sedmnáct let, nedošlo k extinkci lokální populace hrotnatek r. *Daphnia*. Což jasně ilustruje existenci trvalejších lokalit. Naopak zaznamenali velkou pravděpodobnost extinkce v případě nově ustanovené populace.

Příčinou extinkce některého druhu na lokalitě mohou být jak biotické interakce, tak změna abiotických podmínek. Hlavní biotické příčiny jsou vliv parazitů (Bengtsson & Ebert 1998), imigrace některých druhů predátorů (Vanschoenwinkel et al. 2010) nebo kompetice s druhy s podobnou nikou (Bengtsson 1993). Mezi časté abiotické příčiny můžeme zařadit zvláště vyplavení populace i s bankou dormantních stádií (Pajunen & Pajunen 2003) nebo v případě vyschnutí a následného narušení dna, odnesení dormantních stádií větrem (Graham & Wirth 2008), případně může být příčinou dramatická změna environmentálních podmínek (Pajunen 1986).

3.4 Teorie popisující fungování metapopulací a metaspolečenstev v malých vodách

3.4.1 Teorie pevnina-ostrov a teorie inverzní pevnina-ostrov v prostředí tůní

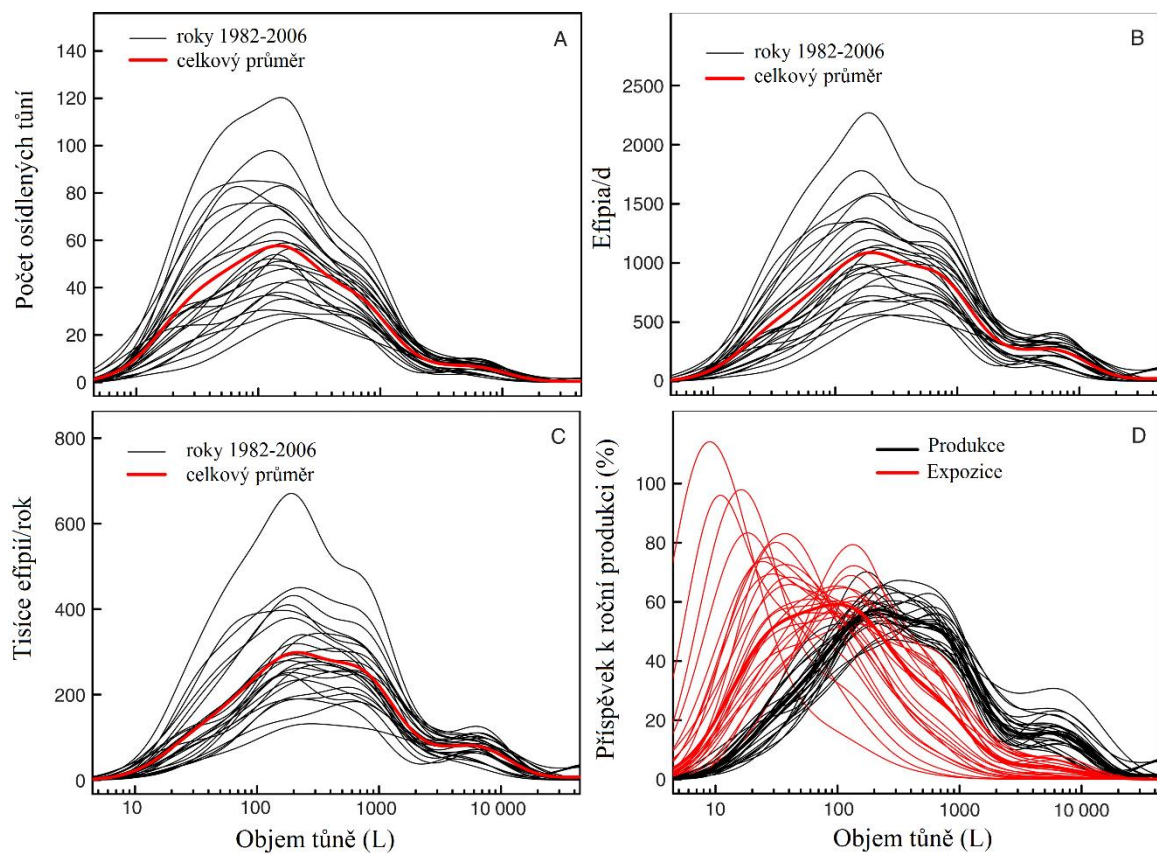
Metapopulační teorie pevnina-ostrov předpokládá, že celkové fungování metapopulace je závislé na pár stabilních stanovištích, které umožňují dlouhodobé přežití populací v regionu a které jsou hlavním zdrojem migrantů pro rekolonizaci méně trvalých stanovišť, kde následně vznikají populace s kratší životností (Harrison 1991). V případě tůní skutečně nalzáme velké rozdíly v trvalosti jednotlivých lokalit a životnosti populací, které hostí (Pajunen 1986). Pokud však chceme porozumět tomu, zda skutečně můžeme popsat metaspolečenstva malých vod touto teorií, je potřeba znát míru produkce migrantů v různých typech stanovišť. Altermat & Ebert (2010) zjistili, že efemerní a malé lokality v systému skalních tůní produkovaly mnohem více migrantů. Takový typ stanovišť produkoval přibližně polovinu dormantních stádií, které se mohou potenciálně stát předmětem migrace. Co je však zásadnější, s mnohem větší pravděpodobností zde docházelo ke změně vnějších podmínek tak, aby reálně mohlo k migraci docházet (Obr. 1.). V takovém prostředí však již nemůžeme předpokládat fungování metapopulace podle teorie pevniny-ostrova.



Obr. 1. Schematické srovnání teorie pevniny-ostrova, inverzní pevniny-ostrova a Levinskovské metapopulační teorie. Je znázorněn vztah mezi velikostí lokality a jejím přispěním k migraci v závislosti na typu metapopulace (adaptováno z Altermatt & Ebert 2010).

Naopak v takové situaci by se metapopulace řídily opačným trendem, čili k popisu fungování metapopulací v případě tůní by mohla být vhodná teorie „inverzní pevnina-ostrov“. Základní předpoklady metapopulační teorie „inverzní pevnina-ostrov“ vychází zejména z původu migrantů (Obr. 1.). A hlavní myšlenkou je, že k přetrvání celé metapopulace mohou přispívat více efemerní stanoviště než ty trvalé, pokud jsou zdrojem většiny propagulí vystavených k migraci (Obr. 2.) (Altermatt & Ebert 2010).

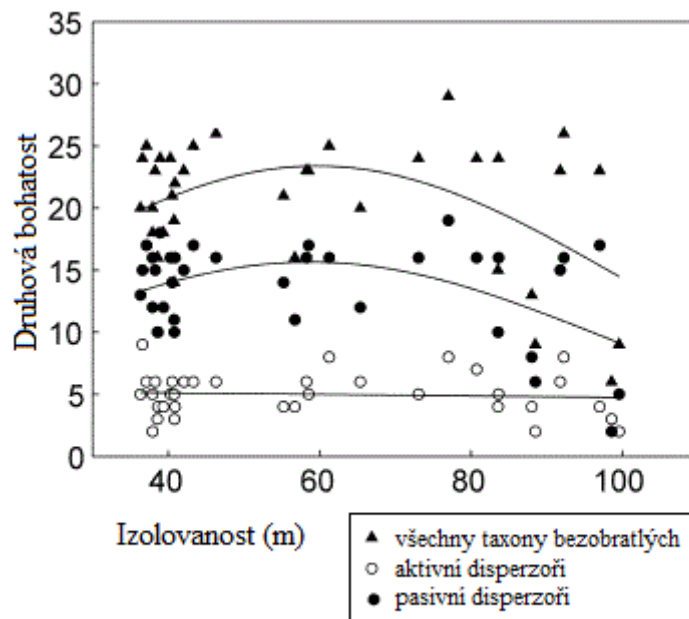
Hlavním důvodem k těmto předpokladům je úzká souvislost mezi migrací a vysycháním tůní (Altermatt & Ebert 2008; Vanschoenwinkel et al. 2008b). Pokud by hlavním způsobem disperze mezi stanovišti nebyl pasivní přenos větrem a zoonózií, mohla by souvislost mezi stabilitou lokality a jeho přispěním k celkovému počtu dispergovaných propagulí být zásadně jiná. V takové situaci by mohla zajímavou roli hrát změna klimatu v oblastech s tendencí ke zvyšování teplot a snižování precipitace. Jelikož v takovém případě dochází k omezení pravděpodobnosti disperze skrze vodní spojení, která může v závislosti na podobě konkrétního prostředí být důležitou složkou celkové migrace (Tuytens et al. 2014). A na druhou stranu se mění dynamika extinkce a disperze, díky častějšímu vyschnutí (Altermatt et al. 2008). Celkově by se tím situace posouvala směrem k předpokládaným podmínkám pro procesy probíhající podle teorie „inverzní pevnina-ostrov“ (Altermatt & Ebert 2010).



Obr. 2. (A) Zobrazuje distribuci osídlení skalních tůň hrotnatkou *D. magna*. (B) Ukazuje distribuci produkce efřpií v celé metapopulaci v závislosti na objemu tůň. (C) Představuje rozložení celkové roční produkce efřpií. (D) Zde je naznačeno predikované přispění různých typů tůň k expozici efřpií pro migraci a rozložení produkce (adaptováno z Altermatt & Ebert 2010).

3.4.2 Třídění-druhů (ang. Species-sorting)

Pohled na metaspolečenstva z úhlu třídění-druhů klade velký důraz na environmentální podmínky na lokalitách a na diverzitu lokalit v regionu. Předně zde jde o vliv environmentálních podmínek na lokální populace druhů a jejich mezidruhové interakce v místním společenstvu. Vlastnosti lokality a disperze v regionu totiž určují výslednou podobu konkrétních společenstev. Důležité je pak oddělení nik různých druhů nejen podle prostorového rozložení, ale na základě odlišných vlastností lokalit a různých preferencí druhů. Díky migraci následně dochází k změnám ve společenstvu v závislosti na proměně environmentálních podmínek v čase (Leibold et al. 2004). Vanschoenwinkel et al. (2007) sledoval vliv třídění-druhů v prostředí tůní a zjistil, že se zde jedná o klíčový mechanismus. Zejména u středně izolovaných tůní (Obr. 3.), bylo třídění-druhů stěžejním typem formování podoby společenstev v čase, protože právě u nich je vliv disperze dostatečný, ale zároveň nebyl tak zásadní, aby zde převládl efekt davu. U velmi izolovaných tůní, kde byla míra disperze příliš malá, zaznamenal nárůst síly efektu priority, což vedlo k odolnosti lokality k imigraci a znemožnění třídění-druhů.



Obr. 3. Míra izolace má podstatný efekt na druhovou bohatost lokalit. Středně izolovaná stanoviště vykazují nejvyšší bohatost v celkovém souhrnu taxonů bezobratlých a u organismů šířících se pasivní disperzí (adaptováno z Vanschoenwinkel et al. 2007).

Třídění-druhů může být v případě malých vodních těles různě efektivní v průběhu sezóny. To je zřejmě způsobeno změnou síly deterministických a stochastických dějů během

zaplavení. Species-sorting vykazoval ve studii Vanschoenwinkela et al. (2010) výrazný vliv, na společenstva v jejich rané fázi, v pozdější sukcesní fázi byl však z velké části vytěsněn stochastickými procesy a možná i vlivem predace. Zajímavá je pak možnost, že v případě prostředí s bankou dormantních stádií by mohlo třídění-druhů působit i na disperzi v čase.

3.4.3 Efekt davu (ang. Mass-effect)

Procesy spojené s environmentálním prostředím jsou dominantní mezi ději, které formují strukturu metaspolečenstev. Jsou však často propojeny s těmi, které jsou založeny na disperzi. Cottenie (2005) ve své studii ukázal, že většinu variability složení společenstev vysvětluje třídění-druhů spolu s efektem davu a tedy vlivem dynamik závislých na prostorovém rozložení a migraci.

Efekt davu reflektuje předně vliv migrace mezi lokalitami na podobu lokálních populačních dynamik. Důležitým faktorem tedy je prostorové rozložení a jeho vliv na šíření. Očekává vliv velkého počtu propagulí, které mohou být schopny měnit rovnováhu mezi kompetitory na lokalitě, kde skrze přísun nových imigrantů může přežívat i populace kompetičně slabších druhů (Leibold et al. 2004). Vanschoenwinkel et al. (2007) uvádí, že skutečně zaznamenal smíšený vliv třídění-druhů a efektu davu na metaspolečenstva tůní. Efekt davu převládá nad tříděním-druhů v případě, že v blízkosti bylo velké množství zdrojů propagulí, což vedlo ke snížení druhového bohatství málo izolovaných lokalit.

3.5 Sezónní dynamika společenstev zooplanktonu

Malé vodní plochy jsou vzhledem ke své velikosti značně ovlivněny sezónními procesy. V průběhu zimních období v oblastech, kde teplota klesá pod bod mrazu, dochází k zamrznání (Pajunen 1986). Dokonce může pohyb ledu vést k odstranění vrstvy sedimentu z tůní (Pajunen & Pajunen 2003). Lokální environmentální podmínky tůní se samozřejmě mohou dramaticky měnit v závislosti na výšce vodní hladiny. Během období sucha může často dojít k vyschnutí zvláště těch mělkých (Altermatt et al. 2009), ale pouhé snížení hladiny vede ke změnám ve vlastnostech vodního prostředí (Tuytens et al. 2014). Větší stanoviště mohou udržet vodu po dobu několika let (Jocque et al. 2007), u menších může být sezóna rozdělena na několik kratších období zatopení v závislosti na momentální míře precipitace (Hulsmans et al. 2008; Pajunen & Pajunen 2007).

Zooplanktonní společenstva se se sezónností svého prostředí vyrovnávají skrze dormanci a migraci. Během nepříznivých podmínek zpravidla nepřežívá samotná planktonní populace, ale dormantní stádia. Poté, co se podmínky prostředí stanou příznivějšími, může dojít k líhnutí nové populace, což se děje na základě signálů k líhnutí (Altermatt & Ebert 2008; Ranta 1982). Někdy může docházet k prodloužení diapauzy části dormantních propagulí, taková situace vede k omezení rizika spojeného s návratem nepříznivých podmínek (Philippi et al. 2001). V případě, že nedojde k další náhlé změně, začíná se tak ustanovovat nové společenstvo. Raná stádia společenstva mohou reflektovat podobu společenstva z předchozí sezóny díky proporcionálnímu druhovému složení banky dormantních stádií (Vanschoenwinkel et al. 2010).

Altermatt & Ebert (2008) popsali sezónní dynamiku hrotnatek r. *Daphnia* ve skalních tůňkách ve Finsku. Populace planktonních jedinců zde byly od první poloviny května do září. Hlavním měřeným parametrem byla produkce efiipií v průběhu sezóny. Největší produkci naměřili v červnu a červenci, ale ve významné míře probíhala již poměrně brzy po vylíhnutí. Velká produkce dormantních stádií v letním období je nejspíše odpovědí na vysokou pravděpodobnost vyschnutí.

Vanschoenwinkel et al. (2010) pozoroval dvě fáze sukcese společenstev, které bylo možno odlišit v průběhu zaplavení. V první dominovaly druhy, které jsou zdatné v kompetici. Během druhé byly lokality osídleny aktivně se šířícími druhy hmyzích predátorů. Důsledkem jejich predačního tlaku došlo k nahrazení velkých druhů živících se filtrací, nahradily je druhy menší, které jsou sice v kompetiční nevýhodě, ale lépe odolávají predaci. Hlavní roli v tomto rozdělení sukcese na dvě fáze tedy hrál rozdíl ve způsobu přečkávání vyschnutí mezi dravým hmyzem a zooplanktonními organizmy. Tyto aktivní se šířící druhy totiž přečkávají období vyschnutí v trvalejších habitatech (Jocque et al. 2007).

4 Vliv globálních změn klimatu na společenstva malých vod

4.1 Obecné trendy klimatických změn

Globální změny klimatu směřují v obecné rovině ke zvýšení průměrných teplot, ke změnám množství srážek, přičemž v některých oblastech dochází k jejich nárůstu a jinde naopak ke snížení, a k větší proměnlivosti počasí mezi jednotlivými lety (IPCC, 2001; Yonetani & Gordon 2001). Ovšem vzhledem ke komplexnímu charakteru klimatu nemusí docházet ke změnám všude stejným způsobem a ani nemusí být vliv stejný během všech ročních období. Například Jylhä et al. (2004) uvádí, že očekávají ve Finsku větší změny v množství srážek spíše v zimním období. Podobným způsobem by se měla zvyšovat i teplota během ostatních ročních období více než v létě. Změna klimatu se nedotýká pouze průměrných hodnot parametrů, ale podstatně ovlivňuje i jejich extrémní hodnoty. S pokračujícím oteplováním se zvyšuje i pravděpodobnost výskytu extrémních teplot. V oblastech s trendem směřujícím k většímu počtu srážek pak můžeme očekávat četnější extrémy přesahující extrémní hodnoty z předchozích 100 let a podobné, ale inverzní předpovědi je zřejmě možné vyslovit i pro oblasti s tendencí ke snížení množství srážek (Dai et al. 2001; Yonetani & Gordon 2001). Někde je však možné očekávat navýšení počtu extrémně suchých nebo na srážky extrémně bohatých let i v jedné oblasti (McLaughlin et al. 2002).

4.2 Vliv klimatických změn na malé vodní plochy

Tůň jsou typem habitatu, u kterého je na první pohled jasná velká citlivost ke klimatickým změnám. Přičemž mezi největší změny, ke kterým mohou posuny v klimatických podmínkách vést, patří nejspíše změny v délce průměrné hydroperiody, počtu zaplavení v jedné sezóně a zřejmě i snížení celkové předvídatelnosti systému vodních nádrží (Bauder 2005; Hulsmans et al. 2008). Změny v režimu srážek pak mají nejspíše na malé akvatické habitaty větší dopad než změny ve výši teplot (Bauder 2005; Pyke 2005). Na druhou stranu Yu et al. (2002) zaznamenali hlavně vliv změn teploty a relativní vzdušné vlhkosti na evapotranspiraci v rýžových polích, z čehož je zřejmé, že i tyto faktory hrají zásadní úlohu ve formování vodního režimu pod vlivem klimatických změn.

Vzhledem k odlišnému charakteru očekávaných klimatických změn v různých regionech se může jejich efekt na vodní tělesa na těchto místech zásadně lišit. V oblastech, kde

očekáváme oteplování a zároveň navýšení množství srážek je možné předpokládat zvětšení počtu období, kdy jsou tůně zaplaveny a zároveň prodloužení jednotlivého zaplavení (Pyke 2005). V oblastech se snižujícím se množstvím srážek a současným navýšením teplot, což zpravidla vede i k navýšení evaporace (Altermatt et al. 2008), bude docházet k rozdělení původně delších spojitých období zaplavení na více kratších (Hulsmans et al. 2008; Tuytens et al. 2014).

Změna nemusí přímo souviset pouze s vodním režimem jedné tůně, dalším efektem změn klimatu může být i vliv na propojenost vodních habitatů na lokalitě. Při omezení dešťových srážek se pak snižuje pravděpodobnost propojení oddělených lokalit nebo alespoň množství vody, které skrze ně může protékat (Tuytens et al. 2014).

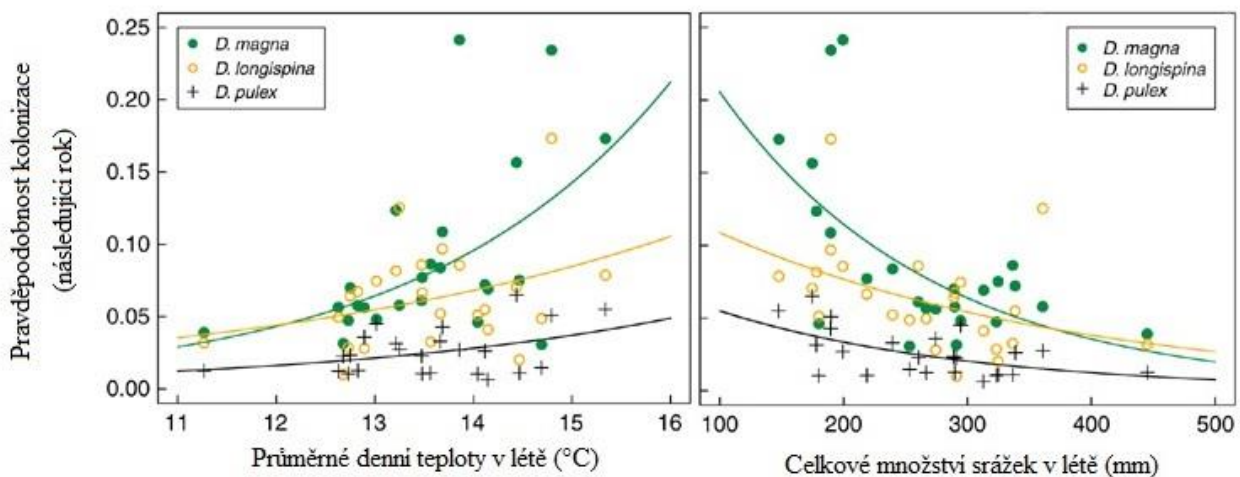
4.3 Dopady změn klimatu na jejich společenstva

Dopady klimatických změn na společenstva nejen zooplanktonních organizmů obývajících tůně a podobné malé vodní plochy můžeme v zásadě rozdělit na dvě hlavní kategorie. Buď může docházet ke změnám v rozšíření některých druhů. Nebo jsou ovlivněny lokální dynamiky souborů vodních habitatů a metaspolečenstev, které hostí. Globální změny rozšířen pak mohou mít podobu regionálních nebo dokonce globálních extinkcí (Tuck & Romanuk 2012; Thomas et al. 2004). Na druhou stranu mnohé druhy jsou díky změnám klimatu schopny obývat oblasti o vyšší nadmořské výšce a oblasti bližší pólům, což může vést k posunům jejich rozšíření (Walther et al. 2002).

Podstatným způsobem mohou být ovlivněny zvláště metaspolečenstevové a metepopulační děje v souborech tůní (Altermatt et al. 2008; Tuytens et al. 2014). Klimatické změny mění dynamiku metaspolečenstev skrze několik významných vlivů na habitaty, které je hostí. Jednak dochází k navýšení rychlosti migrace, protože jsou propagule více odkryty pasivní disperzi větrem a přenosu živočichy. Ale také se zvyšuje pravděpodobnost extinkce planktonních stádií populací zvláště drobných tůní. Což může vést k větší produkci dormantních stádií v těchto menších lokalitách a tím pádem navýšení jejich významu coby míst s podstatným příspěvkem k migraci (Altermat & Ebert 2010). Zvýšená míra disturbance, v případě častějšího vysychání, by mohla vést i ke změnám stability na úrovni celého metaspolečenstva. Přitom by mohlo dojít i k navýšení jeho druhové stability. Pokud jsou v regionu dostupná volná stanoviště, která nejsou osídlena žádným z kompetujících druhů,

může vést zvýšená migrace k častějšímu vzniku samostatných populací, které se nemusí vypořádávat s dopady kompetice (Obr. 4.) (Altermatt et al. 2008).

Změna klimatu může zajímavým způsobem měnit klonální složení společenstev některých zooplanktonních druhů. Weider et al. (2010) pozoroval změnu v klonální složení metaspolečenstva hrotnatek r. *Daphnia* v komplexu skalních tůní v Kanadě. Byla zde zřejmá negativní korelace výskytu melanických klonů a naopak nárůst početnosti nemelanických. Klimatické změny mohou ovlivnit složení těchto arktických společenstev dvěma způsoby. Díky zvýšení teplot zde nemusí dojít k vytvoření dostatečné ledové bariéry, která zde pravidelně chránila tůně před vlivem podzimních bouří. Následkem toho dochází k přísunu mořské vody do prostředí tůní, tímto zapříčiněná změna abiotických podmínek v tůních má odlišný vliv na různé klony. Navíc má teplota vliv na rychlost dospívání hrotnatek r. *Daphnia* v závislosti na jejich ploidii. Polyploidní klony mají výhodu v chladnějším prostředí a diploidní mají navrch v případě vyšších teplot (Dufresne & Hebert 1998; podle Weider et al. 2010). V arktických skalních tůních došlo k změně početností klonů hrotnatek r. *Daphnia* v závislosti na zvýšení teplot ve shodě s těmito předpoklady. Diploidní klony byly v oblasti frekventovanější a polyploidních ubylo (Weider et al. 2010).



Obr. 4. Pravděpodobnost kolonizace se zvyšuje s vyšší průměrnou teplotou a s nižším množstvím srážek v letním období. Je patrné, že tento efekt je odlišný pro tři druhy hrotnatek r. *Daphnia*, ale obecný trend je pro všechny tři stejný (adaptováno z Altermatt et al. 2008).

5 Závěr

Tato práce shrnuje současné znalosti o dlouhodobé dynamice zooplanktonních druhů v tůních a podobných vodních habitatech a popisuje některé hlavní mechanismy a faktory jejich fungování v metaspolečenstvech a metapopulacích. Počet prací, které volí dlouhodobý přístup ke studiu planktonních společenstev v malých vodách je značně limitovaný, protože se musí vypořádat s řadou praktických a koncepčních problémů. Výsledky, které předkládají, jsou však zajímavé a přináší nové pohledy na metaspolečenstva, které mohou vést k lepším porozumění dějům v nich probíhajících, ale také k efektivnější a účelnější ochraně diverzity akvatických společenstev zvláště v období klimatických změn.

Určující vlastností tůní pro zooplanktonní druhy je disturbanční režim a s ním úzce propojená délka hydroperiody. Na něm závisí přežívání druhů na lokalitách, jejich disperze, výsledky biotických interakcí a celkově značně určuje podobu metaspolečenstev. Disturbance jsou zde frekventovanou událostí a struktura metaspolečenstev je díky nim dynamičtější. Na jejich základě se odlišují niky druhů a zvyšuje se regionální diverzita. Jelikož je míra a frekvence disturbancí ovlivněna změnami klimatu, přináší porozumění vlivu těchto změn na biotu tůní podstatné výchozí body pro přístup k jejich ochraně. Přitom mají disturbance na metaspolečenstva komplexní dopady a v závislosti na konkrétní podobě metaspolečenstev mohou mít vliv stabilizující i opačný. Zásadní pro společenstva v tůních je diverzita lokalit, zvláště propojená s jejich velikostí a trvalostí. Několik zde uvedených studií zaznamenalo velké rozdíly v dlouhověkosti populací. V důsledku jejich odlišení mohou v metaspolečenstvech a metapopulacích probíhat procesy, které je možno pospat teoriemi pevnina-ostrov, inverzní pevnina-ostrov, třídění-druhů a efekt davu.

Podrobnější porozumění souhře výše popsaných efektů a podmínek, ve kterých jsou skutečně podstatnými činiteli v reálných situacích v přirozených habitatech, by mohlo vést k realističtějšímu porozumění metaspolečenstvům a vývoji společenstev v čase. Proto bych se studiu společenstev zooplanktonu v tůních chtěl věnovat také v průběhu magisterského studia. Praktická měření by navazovala na předchozí práce provedené na setu experimentálních tůní v Tupadlech.

6 Literární zdroje

- Altermatt F. & Ebert D. (2008) The influence of pool volume and summer desiccation on the production of the resting and dispersal stage in a *Daphnia* metapopulation. *Oecologia*, **157**, 441-452.
- Altermatt F. & Ebert D. (2010) Populations in small, ephemeral habitat patches may drive dynamics in a *Daphnia magna* metapopulation. *Ecology*, **91**, 2975-2982.
- Altermatt F., Pajunen V.I. & Ebert D. (2008) Climate change affects colonization dynamics in a metacommunity of three *Daphnia* species. *Global Change Biology*, **14**, 1209-1220.
- Altermatt F., Pajunen V.I. & Ebert D. (2009) Desiccation of rock pool habitats and its influence on population persistence in a *Daphnia* metacommunity. *Plos One*, **4**, 11.
- Bauder E.T. (2005) The effects of an unpredictable precipitation regime on vernal pool hydrology. *Freshwater Biology*, **50**, 2129-2135.
- Bengtsson J. (1993) Interspecific competition and determinants of extinction in experimental populations of three rockpool *Daphnia* species. *Oikos*, **67**, 451-464.
- Bengtsson J. & Ebert D. (1998) Distributions and impacts of microparasites on *Daphnia* in a rockpool metapopulation. *Oecologia*, **115**, 213-221.
- Bilton D.T., Freeland J.R. & Okamura B. (2001) Dispersal in freshwater invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **32**, 159-181.
- Blaustein L. & Schwartz S.S. (2001) Why study ecology in temporary pools? *Israel Journal of Zoology*, **47**, 303-312.
- Brendonck L., Jocque M., Hulsmans A. & Vanschoenwinkel B. (2010) Pools 'on the rocks': freshwater rock pools as model system in ecological and evolutionary research. *Limnetica*, **29**, 25-40.
- Buschke F.T., Esterhuyse S., Kemp M.E., Seaman M.T., Brendonck L. & Vanschoenwinkel B. (2013) The dynamics of mountain rock pools - Are aquatic and terrestrial habitats alternative stable states? *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, **47**, 24-29.
- Cadotte M.W. (2007) Competition-colonization trade-offs and disturbance effects at multiple scales. *Ecology*, **88**, 823-829.
- Cottenie K. (2005) Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters*, **8**, 1175-1182.
- Cottenie K. & De Meester L. (2004) Metacommunity structure: Synergy of biotic interactions as selective agents and dispersal as fuel. *Ecology*, **85**, 114-119.

- Dai A., Wigley T.M.L., Boville B.A., Kiehl J.T. & Buja L.E. (2001) Climates of the twentieth and twenty-first centuries simulated by the NCAR climate system model. *Journal of Climate*, **14**, 485-519.
- De Bie T., Declerck S., Martens K., De Meester L. & Brendonck L. (2008) A comparative analysis of cladoceran communities from different water body types: patterns in community composition and diversity. *Hydrobiologia*, **597**, 19-27.
- De Meester L., Declerck S., Stoks R., Louette G., Van De Meutter F., De Bie T., Michels E. & Brendonck L. (2005) Ponds and pools as model systems in conservation biology, ecology and evolutionary biology. *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems*, **15**, 715-725.
- Dufresne F. & Hebert P.D.N. (1998) Temperature-related differences in life-history characteristics between diploid and polyploid clones of the *Daphnia pulex* complex. *Ecoscience*, **5**, 433-437. *
- Graham T.B. & Wirth D. (2008) Dispersal of large branchiopod cysts: potential movement by wind from potholes on the Colorado Plateau. *Hydrobiologia*, **600**, 17-27.
- Hanski I. (1998) Metapopulation dynamics. *Nature*, **396**, 41-49.
- Hanski I. & Gilpin M. (1991) Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society*, **42**, 3-16.
- Harrison S. (1991) Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. *Biological Journal of the Linnean Society*, **42**, 73-88.
- Hulsmans A., Vanschoenwinkel B., Pyke C., Riddoch B.J. & Brendonck L. (2008) Quantifying the hydroregime of a temporary pool habitat: a modelling approach for ephemeral rock pools in SE Botswana. *Ecosystems*, **11**, 89-100.
- IPCC. (2001) Climate change 2001: the scientific basis. In: *Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (Eds J.T. Houghton, Y. Ding, D.J. Griggs, M. Noguer, P.J. van der Linden, X. Dai, K. Maskell & C.A. Johnson), pp. 1-881. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jackson J.K. & Füreder L. (2006) Long-term studies of freshwater macroinvertebrates: a review of the frequency, duration and ecological significance. *Freshwater Biology*, **51**, 591-603.
- Jocque M., Graham T. & Brendonck L. (2007) Local structuring factors of invertebrate communities in ephemeral freshwater rock pools and the influence of more permanent water bodies in the region. *Hydrobiologia*, **592**, 271-280.
- Jocque M., Vanschoenwinkel B. & Brendonck L. (2010) Freshwater rock pools: a review of habitat characteristics, faunal diversity and conservation value. *Freshwater Biology*, **55**, 1587-1602.

- Jylhä K., Tuomenvirta H. & Ruosteenoja K. (2004) Climate change projections for Finland during the 21st century. *Boreal Environment Research*, **9**, 127-152.
- Kiflawi M., Eitam A. & Blaustein L. (2003) The relative impact of local and regional processes on macro-invertebrate species richness in temporary pools. *Journal of Animal Ecology*, **72**, 447-452.
- Leibold M.A., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chase J.M., Hoopes M.F., Holt R.D., Shurin J.B., Law R., Tilman D., Loreau M. & Gonzalez A. (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, **7**, 601-613.
- Maguire B. (1963) The passive dispersal of small aquatic organisms and their colonization of isolated bodies of water. *Ecological Monographs*, **33**, 161-185.
- March F. & Bass D. (1995) Application of island biogeography theory to temporary pools. *Journal of Freshwater Ecology*, **10**, 83-85. *
- McLaughlin J.F., Hellmann J.J., Boggs C.L. & Ehrlich P.R. (2002) Climate change hastens population extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **99**, 6070-6074.
- Mergeay J., Vanoverbeke J., Verschuren D. & De Meester L. (2007) Extinction, recolonization, and dispersal through time in a planktonic crustacean. *Ecology*, **88**, 3032-3043.
- Pajunen V.I. (1986) Distributional dynamics of *Daphnia* species in a rock-pool environment. *Annales Zoologici Fennici*, **23**, 131-140.
- Pajunen V.I. & Pajunen I. (2003) Long-term dynamics in rock pool *Daphnia* metapopulations. *Ecography*, **26**, 731-738.
- Pajunen V.I. & Pajunen I. (2007) Habitat characteristics contributing to local occupancy and habitat use in rock pool *Daphnia* metapopulations. *Hydrobiologia*, **592**, 291-302.
- Pyke C.R. (2005) Assessing climate change impacts on vernal pool ecosystems and endemic branchiopods. *Ecosystems*, **8**, 95-105.
- Ranta E. (1982) Animal communities in rock pools. *Annales Zoologici Fennici*, **19**, 337-347.
- Schneider D.W. & Frost T.M. (1996) Habitat duration and community structure in temporary ponds. *Journal of the North American Benthological Society*, **15**, 64-86.
- Srivastava D.S., Kolasa J., Bengtsson J., Gonzalez A., Lawler S.P., Miller T.E., Munguia P., Romanuk T., Schneider D.C. & Trzcinski M.K. (2004) Are natural microcosms useful model systems for ecology? *Trends in Ecology & Evolution*, **19**, 379-384.
- Strong D.R. (1992) Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor-control in speciose ecosystems. *Ecology*, **73**, 747-754.
- Therriault T.W. & Kolasa J. (1999) Physical determinants of richness, diversity, evenness and abundance in natural aquatic microcosms. *Hydrobiologia*, **412**, 123-130.

- Thomas C.D., Cameron A., Green R.E., Bakkenes M., Beaumont L.J., Collingham Y.C., Erasmus B.F.N., De Siqueira M.F., Grainger A., Hannah L., Hughes L., Huntley B., Van Jaarsveld A.S., Midgley G.F., Miles L., Ortega-Huerta M.A., Peterson A.T., Phillips O.L. & Williams S.E. (2004) Extinction risk from climate change. *Nature*, **427**, 145-148.
- Tuck C. & Romanuk T.N. (2012) Robustness to thermal variability differs along a latitudinal gradient in zooplankton communities. *Global Change Biology*, **18**, 1597-1608.
- Tuytens K., Vanschoenwinkel B., Waterkeyn A. & Brendonck L. (2014) Predictions of climate change infer increased environmental harshness and altered connectivity in a cluster of temporary pools. *Freshwater Biology*, **59**, 955-968.
- Urban M.C. (2004) Disturbance heterogeneity determines freshwater metacommunity structure. *Ecology*, **85**, 2971-2978.
- Van De Meutter F., Stoks R. & De Meester L. (2006) Lotic dispersal of lentic macroinvertebrates. *Ecography*, **29**, 223-230.
- Vanschoenwinkel B., Buschke F. & Brendonck L. (2013) Disturbance regime alters the impact of dispersal on alpha and beta diversity in a natural metacommunity. *Ecology*, **94**, 2547-2557.
- Vanschoenwinkel B., De Vries C., Seaman M. & Brendonck L. (2007) The role of metacommunity processes in shaping invertebrate rock pool communities along a dispersal gradient. *Oikos*, **116**, 1255-1266.
- Vanschoenwinkel B., Gielen S., Seaman M. & Brendonck L. (2008a) Any way the wind blows - frequent wind dispersal drives species sorting in ephemeral aquatic communities. *Oikos*, **117**, 125-134.
- Vanschoenwinkel B., Gielen S., Vandewaerde H., Seaman M. & Brendonck L. (2008b) Relative importance of different dispersal vectors for small aquatic invertebrates in a rock pool metacommunity. *Ecography*, **31**, 567-577.
- Vanschoenwinkel B., Hulsmans A., De Roeck E., De Vries C., Seaman M. & Brendonck L. (2009) Community structure in temporary freshwater pools: disentangling the effects of habitat size and hydroregime. *Freshwater Biology*, **54**, 1487-1500.
- Vanschoenwinkel B., Waterkeyn A., Jocque M., Boven L., Seaman M. & Brendonck L. (2010) Species sorting in space and time-the impact of disturbance regime on community assembly in a temporary pool metacommunity. *Journal of the North American Benthological Society*, **29**, 1267-1278.
- Walther G.R., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C., Beebee T.J.C., Fromentin J.M., Hoegh-Guldberg O. & Bairlein F. (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature*, **416**, 389-395.

- Weider L.J., Frisch D. & Hebert P.D.N. (2010) Long-term changes in metapopulation genetic structure: a quarter-century retrospective study on low-Arctic rock pool *Daphnia*. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **277**, 139-146.
- Wiggins G.B., Mackay R.J. & Smith I.M. (1980) Evolutionary and ecological strategies of animals in annual temporary pools. *Archiv für Hydrobiologie*, **58**, 97-206.
- Wilbur H.M. (1989) In defense of tanks. *Herpetologica*, **45**, 122-123.
- Wilbur H.M. (1997) Experimental ecology of food webs: complex systems in temporary ponds. *Ecology*, **78**, 2279-2302.
- Wilcox C. (2001) Habitat size and isolation affect colonization of seasonal wetlands by predatory aquatic insects. *Israel Journal of Zoology*, **47**, 459-475.
- Williams P., Whitfield M., Biggs J., Bray S., Fox G., Nicolet P. & Sear D. (2004) Comparative biodiversity of rivers, streams, ditches and ponds in an agricultural landscape in Southern England. *Biological Conservation*, **115**, 329-341.
- Yonetani T. & Gordon H.B. (2001) Simulated changes in the frequency of extremes and regional features of seasonal/annual temperature and precipitation when atmospheric CO₂ is doubled. *Journal of Climate*, **14**, 1765-1779.
- Yu P.S., Yang T.C. & Chou C.C. (2002) Effects of climate change on evapotranspiration from paddy fields in Southern Taiwan. *Climatic Change*, **54**, 165-179.